Die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels

von

Dr. **O. Abel.**

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 6. Juni 1902.)

Wir sind gewohnt, nicht nur die meisten, insbesondere die blütentragenden Pflanzen, sondern auch die Mehrzahl der Metazoen und vor allem die Wirbelthiere in symmetrischen Formen zu erblicken; diese Gewohnheit bedingt sehr wesentlich unser Schönheitsgefühl.

Einerseits finden wir unter den am Meeresboden festgewachsenen oder passiv im Plankton treibenden Thieren den radialsymmetrischen Bau vorherrschen, während anderseits die Formen mit freier Eigenbewegung bilateralsymmetrisch gebaut sind.[1] Wo diese Gleichseitigkeit eines Thierkörpers gestört wird, erscheint uns dies ungewöhnlich und unnatürlich, wohl infolge der unbewussten Empfindung, dass darunter die sichere, gleichmäßige und rasche Fortbewegung eines Thieres leidet.[2]

---

[1] J. Walther, Über die Lebensweise fossiler Meeresthiere (Zeitschrift der Deutschen geol. Ges., 1897, 2. Heft, S. 209 bis 273). Über die Umformung der *Heteropsammia Michelini*, einer Einzelkoralle, durch Symbiose mit *Aspidosiphon* aus einem radialsymmetrischen in ein bilateralsymmetrisch gebautes Thier, ferner die gleiche Erscheinung bei einem tertiären Korallenstock vergl. S. 220 bis 221. »Hier sind acht Einzelkorallen durch die kriechende Bewegung eines in ihrer Basis eingesenkten Wurmes ganz mechanisch gezwungen worden, sich bilateralsymmetrisch gegeneinander zu orientieren.«

[2] H. G. Bronn, Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere. Leipzig und Heidelberg, 1858, S. 70 und 73.

Zu den auffallendsten Asymmetrieerscheinungen unter den Wirbelthieren gehören wohl die eigenthümlichen Verzerrungen des Schädels der Pleuronectiden und der Zahnwale.

Eine so bemerkenswerte Abweichung musste schon frühe Aufmerksamkeit erregen. In der That weiß schon eine alte nordische Sage[1] von einem einäugigen Wale zu erzählen, und bei vielen Walfischfängern bestand die Gewohnheit, den Pottfisch von der linken Seite aus anzugreifen, in der Meinung, dass derselbe auf dem linken Auge blind sei.[2] Obwohl es feststeht, dass das linke Auge dieses Zahnwals kleiner ist als das rechte,[3] so ist doch eine genauere Untersuchung dieser merkwürdigen Erscheinung noch nicht vorgenommen worden.

Schon J. F. Meckel[4] hat sich mit der Asymmetrie der Cetaceen eingehend beschäftigt und viele wertvolle Beobachtungen gesammelt. In neuerer Zeit haben sich M. Weber,[5]

---

[1] L. J. Debes, Natürliche und politische Historie der Insel Färöe. Kopenhagen und Leipzig, 1757, S. 160.

[2] Hans Egede, Det gamle Grønlands nye Perlustration, Eller Naturel Historie etc. Kjøbenhavn, 1741. Französische Ausgabe dieses Werkes, Copenhague et Genève, 1763, p. 55: »Il paroît n'avoir qu'un oeil, quoiqu'il en ait deux; mais le gauche est si petit qu'on ne peut guére l'appercevoir; ce qui fait que les Grönlandois peuvent aisément en venir aux prises avec lui en l'attaquant du côté où il n'a presque point d'oeil.« Über denselben Gegenstand vergl. M. F. Cuvier, De l'Histoire naturelle des Cétacés, ou recueil et examen des faits dont se compose l'Histoire naturelle de ces animaux. Paris, 1836, p. 228: »D'autant plus que l'un d'eux, le gauche, paraît être constamment dans un état d'imperfection ou d'obliteration qui le rendrait à peu près inutile«.

[3] Nach einer freundlichen Mittheilung von Prof. G. A. Guldberg in Christiania, dem ich hiefür zu großem Danke verpflichtet bin. Herr Prof. W. Kükenthal in Breslau hatte die Güte, mir auf meine Anfrage mitzutheilen, dass ihm von einem Blindsein des linken Auges von *Physeter macrocephalus* nichts bekannt sei; die Verschiedenheiten der Augen von *Hyperoodon rostratus* betrafen die absoluten Maße, ferner geringe Differenzen in der Weite der Lidspalte, aber absolut nichts, was auf functionelle Verschiedenheiten deuten könnte. Dass *Physeter* auf einem Auge thatsächlich blind sei, hält Prof. W. Kükenthal für unwahrscheinlich.

[4] J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie, II. Theil, 2. Abth., Halle, 1825, S. 586 bis 589. Derselbe, Anat. physiol. Beob., 1822, S. 259 bis 271.

[5] M. Weber, Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprunge der Cetaceen. Jena, 1886, S. 181 bis 183.

F. O. Guldberg[1] und G. A. Guldberg[2] mit dieser Frage befasst; indessen erscheint auch nach den neueren Untersuchungen die Frage nach der Entstehung der Asymmetrie des Zahnwalschädels nicht befriedigend gelöst.

Bei Evertebraten sind Abweichungen von der bilateralen Symmetrie nicht selten. W. Marshall[3] hat diese Fälle sehr übersichtlich zusammengestellt. Wir finden eine Asymmetrie der Schale bei einigen Brachiopoden,[4] bei allen höher entwickelten Gastropoden,[5] Bivalven, Cephalo-

[1] F. O. Guldberg, Über die Circularbewegung als thierische Grundbewegung, ihre Ursache, Phänomenalität und Bedeutung (Biolog. Centralblatt, XVI, 1896, 21. Heft, S. 779 bis 783). Die thierische Kreisbewegung (nicht zu verwechseln mit der durch Läsion der Pedunculi cerebelli hervorgerufenen Manègebewegung) ist nach F. O. Guldberg in dem asymmetrischen Bau der Locomotionsorgane begründet.

[2] G. A. Guldberg, Über die morphologische und functionelle Asymmetrie der Gliedmaßen beim Menschen und den höheren Vertebraten (Biolog. Centralblatt, XVI, 1896, 22. Heft, S. 806 bis 813). Derselbe, Études sur la dyssymétrie morphologique et fonctionelle chez l'homme et les vertébrés supérieurs (Saeraftryk af Universitetets festskrift til Hans Majestaet Kong Oscar II i Anledning af Regjeringsjubilaet 1897, p. 92). Zahlreiche Literaturangaben.

[3] W. Marshall, Über die Asymmetrie im Körperbaue der Thiere, besonders der Schollen und ihrer Verwandten (Humboldt, Monatsschrift für die gesammten Naturwiss., V. Jahrg., Stuttgart 1886, S. 241 bis 254).

[4] Z. B. bei *Reticularia inaequilateralis* Gemm. — G. G. Gemmellaro, La fauna dei Calcari con Fusulina della Valle del Fiume Sosio nella pr. di Palermo, fasc. 4, Pt. 1. Palermo, 1898/1899.

[5] J. Thiele, Über die Körperform der Gastropoden (Archiv für Naturg., Jahrg. 67, 1901, Beiheft, S. 9). Derselbe, Über die phyletische Entstehung und Formentwicklung der Molluskenschale (Biolog. Centralblatt, XXI, 1901, S. 276). »Durch die Kriechbewegung auf der einen Seite und die Reibung des Schalengewindes auf der anderen Seite wird jene Kraft ausgelöst, welche die Umdrehung der Schale mit ihrem ganzen Inhalte zuwege gebracht hat.«

Ohne Zweifel stammen die spiralig aufgerollten Gastropoden von Formen mit bilateral symmetrischer Schale ab, die zuerst napfförmig war und sich später aufrollte. Kehrte ein Gastropode wieder von der kriechenden zur frei schwimmenden Lebensweise zurück, so wurde in der Schalenform wieder annähernd die Symmetrie erreicht; jedoch verräth in solchen Fällen der spiralige Nucleus das frühere Stadium. (E. Koken: »Über die Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias«, N. Jahrb. f. Min. etc. Beilageband VI., S. 307.) Vergl. darüber noch A. Hyatt, Proc. Am. Assoc., XXIX, Boston, Meeting, 1881.

poden[1] (z. B. Cochloceras, Rhabdoceras, Anisoceras, Turrilites), Crustaceen[2] (insbesondere bei den Bopyriden[3]) und bei einigen Insecten.

Unter den Fischen sind die Pleuronectiden durch die eigenthümliche Verschiebung der Augen bekannt. Weniger bekannt scheint es zu sein, dass unter den Amphibien der Grottenolm[4] asymmetrisch gelagerte Lungen besitzt; in ähnlicher Weise sind bei den Schlangen die inneren Organe[5] asymmetrisch gelagert. Die Ursache davon ist die abnorme Verschmälerung und Verlängerung des Körpers.

Bemerkenswert ist die Ungleichseitigkeit der Wirbel einiger Dinosaurier, z. B. von Diplodocus; J. B. Hatcher hat vor kurzem in seiner ausgezeichneten Abhandlung über die genannte Gattung diesen Fall besprochen.[6]

Die ungleichseitige Ausbildung der Ovarien bei Vögeln ist eine bekannte Erscheinung. Fälle von Abweichungen des Vogelschnabels[7] von der bilateralen Asymmetrie sind von

---

[1] Bei Crioceras Roemeri (Neumayr und Uhlig, die Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutschlands, Palaeontographica XXVII, S. 188, Taf. LV) und Hoplites tuberculatus Sow. (G. C. Crick, On a deformed example of Hoplites tuberculatus from the Gault of Folkestone, Geol. Mag., Dec. 1898, p. 541), ist die linke Knotenreihe, beziehungsweise Dornreihe in die Medianlinie gerückt, die rechtsseitige auf die Flanke gedrängt. Bei Hopl. tuberculatus nehmen auch die Loben an dieser Asymmetrie theil.

[2] W. Marshall, Über die Asymmetrie etc., S. 244.

[3] R. Walz, Über die Familie der Bopyriden, mit besonderer Berücksichtigung der Fauna der Adria (Arbeiten aus dem zoolog. Institute der Univers. Wien und der zoolog. Station in Triest, Tom. IV, 1882, S. 5). Die Weibchen, welche in den Kiemenhöhlen anderer Krebse schmarotzen, sind asymmetrisch, und zwar sind die Parasiten der linken Kiemenhöhlen nach rechts, die der rechten nach links gekrümmt.

[4] Nach einer freundlichen Mittheilung des Herrn Docenten Dr. F. Werner in Wien, dem ich für dieselbe zu großem Danke verpflichtet bin.

[5] Die Asymmetrie betrifft die Lungen, Nieren und Geschlechtsdrüsen. Entweder fehlt das Organ auf der einen Körperhälfte überhaupt, oder beide Organe sind hintereinander angeordnet.

[6] J. B. Hatcher, *Diplodocus* Marsh. Its Osteology, Taxonomy and probable Habits, with a Restoration of the Skeleton (Memoirs of the Carnegie Mus., Vol. I, No 1. Pittsburgh, 1901, p. 12, Pl. V, VI, VIII bis X).

[7] *Anarhynchus frontalis*, ein kleiner Strandläufer von Neuseeland, dessen Schnabel ungefähr in seiner Mitte um 45° nach rechts gebogen ist, und unser Kreuzschnabel.

W. Marshall mitgetheilt worden. Asymmetrieen des Extremitätenskelettes sind fast bei allen höheren Wirbelthieren mehr oder weniger deutlich vorhanden; G. A. Guldberg hat die beobachteten Fälle sehr übersichtlich zusammengestellt.[1]

Wenden wir uns zu den Säugethieren, so erinnern wir uns sofort an die als »dexteritas« des Menschen schon den Römern bekannte Erscheinung, ebenso an die seltener auftretende Linkshändigkeit. Offenbar ist die Dexteritas die Folge des durch Jahrtausende fortgesetzten Gebrauches des rechten Armes, während der linke als Schildträger zum Schutze der Herzseite in Anspruch genommen wurde. Die körperliche Asymmetrie des Menschen vererbt sich und ist schon bei Neugeborenen wahrzunehmen.[2]

Auch das Antlitz des Menschen ist fast immer asymmetrisch und ein vollkommen regelmäßiges Gesicht gehört geradezu zu den Ausnahmen. C. Hasse hat darauf hingewiesen,[3] dass auch die scheinbar regelmäßigen Gesichtszüge der plastischen Meisterwerke der Antike, wie z. B. die Venus von Milo auffallend asymmetrisch sind.

Beim Orang-Utang ist der Gesichtstheil des Schädels, manchmal auch das Hinterhaupt sehr alter Männchen nach rechts verzogen.[4]

---

[1] G. A. Guldberg, Études sur la Dyssymétrie morphologique et fonctionelle etc. Christiania, 1897.

[2] P. Harting, Über eine sich durch Vererbung fortpflanzende Asymmetrie des menschlichen Skelettes (Jenaische Zeitschrift für Naturw., V, 1870, S. 110 bis 112). Schon bei der Geburt sind die rechten Armknochen etwas schwerer als die linken.

[3] C. Hasse, Gesichtsasymmetrie etc. (Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth., 1887, S. 119 bis 126).

[4] E. Selenka, Rassen, Schädel und Bezahnung des Orang-Utang. Wiesbaden, 1898 (Menschenaffen, 1. Liefg.). Die in den Figuren 38 bis 43 abgebildeten Schädel zeigen diese Verschiebung sehr deutlich. Das Hinterhaupt ist asymmetrisch bei Fig. 41 (altes Männchen der *Dadap*-Rasse), Fig. 42 (altes Männchen der *Genepai*-Rasse) und Fig. 43 (altes Männchen der *Batangtu*-Rasse). Die gleiche Erscheinung konnte ich an einem Orangschädel des k. k. Naturhistor. Hofmuseums in Wien sehr schön beobachten. Herrn Custos Dr. L. v. Lorenz, der mir die schöne Säugethiersammlung zur Verfügung stellte, spreche ich für seine große Bereitwilligkeit und liebenswürdige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank aus.

Häufiger erscheinen die Abweichungen von der bilateralen Symmetrie des Schädels bei Pinnipediern und Sirenen. Unter den ersteren sind es insbesondere *Trichechus rosmarus*,[1] *Zalophus Gillespii*,[2] *Otaria jubata*[3] und *Eumetopias Stelleri*,[4] welche den Schädel bald nach rechts, bald nach links verzogen zeigen.

Unter den Sirenen besitzt *Rhytina Stelleri*[5] einen asymmetrischen Schädel; bei *Halitherium Schinzi*[6] und *Metaxytherium Krahuletzi*[7] ist das Brustbein auffallend ungleichseitig, eine

---

[1] Die im k. k. Naturhistor. Hofmuseum und in dem zoolog. Museum der Wiener Universität aufbewahrten Schädel zeigen sämmtlich eine Verzerrung der Schädeldecke, die bald nach rechts, bald nach links gerichtet ist. Herr Conservateur L. Dollo in Brüssel hatte die große Freundlichkeit, die im dortigen Museum befindlichen Schädel daraufhin zu untersuchen; auch bei diesen zeigt sich dieselbe Erscheinung. Ich spreche Herrn Dollo für seine freundlichen Bemühungen meinen besten Dank aus.

[2] Bei einem im Vivarium in Wien verendeten und im k. k. Naturhistor. Hofmuseum aufbewahrten Individuum (♂, ad.), das aus Californien stammte, war der Schädel sehr stark nach rechts verzogen.

[3] Über die Asymmetrie von *Otaria jubata* vergl. H. Burmeister, Über die Ohrenrobben der Ostküste Südamerikas (Halle'sche Zeitschrift für die ges. Naturw., Berlin, 1868, XXXI, S. 294 bis 301). Derselbe, Mittheilung über die Ohrenrobben der Ostküste Südamerikas (Monatsberichte der königl. preuß. Akademie der Wiss., Jahrg. 1868, Berlin, S. 180 bis 182).

[4] Über *Eumetopias Stelleri* vergl. J. A. Allen, On the Eared Seals (Otariidae), with detailed descriptions of the North Pacific Species (Bull. of the Mus. of comp. Zoology at Harvard College, Cambridge Mass., Vol. II, 1870 to 1871, No 1, p. 1 to 108, 3 plates). Auf Pl. I, Fig. 4 ist ein stark ungleichseitiger Schädel von *Eumetopias Stelleri* (♂, sehr alt) abgebildet. S. 3: »The great degree of asymmetry, especially in the skull, seen in these animals is sufficient to indicate clearly that an unusually great tendency to individual variation in these animals is to be naturally expected«. Vergl. ferner P. J. van Beneden, Descriptions des ossemens foss. d. environs d'Anvers. I. Part, 1877 (Pinnipèdes ou Amphithériens).

[5] Schädel im k. k. Naturhistor. Hofmuseum in Wien.

[6] R. Lepsius, *Halitherium Schinzi*, die fossile Sirene des Mainzer Beckens (Abhandl. des Mittelrheinischen geol. Vereins, I. Bd., Darmstadt, 1882, S. 141, Taf. VI, Fig. 62, 63, 73 bis 75).

[7] Die Brustbeine dreier Individuen, darunter zwei *manubria* und ein mit dem *p. ensiformis* vereinigtes corpus dieser miocänen Sirene aus den Horner Schichten bei Eggenburg (Niederösterreich), die vor kurzem entdeckt wurden, zeigen eine auffallende Asymmetrie.

Erscheinung, die übrigens bei verschiedenen Säugethieren vorkommt, wenn auch nirgends die Asymmetrie so stark ist wie bei den genannten tertiären Sirenen.

Livingstone[1] führt an, dass der Löwe seine Beute stets mit der linken Tatze ergreift; ein Gegenstück finden wir bei den Equiden, von denen es bekannt ist, dass die Pferde im Naturzustande mit Vorliebe links galoppieren und dass auch die edlen Pferderassen ein stärker ausgebildetes linkes Sprunggelenk besitzen.[2]

Eine sehr auffallende Erscheinung bieten sämmtliche Hunderassen[3] dar. Abgesehen von dem Schieftragen des Schwanzes, der bald rechts, bald links gewendet ist (nicht ausnahmslos links, wie Linné als unterscheidendes Merkmal des Hundes vom Wolfe anführt), ist allen Hunden der »schränkende« Gang eigenthümlich. Das »Schränken« des Hundes besteht in der Schrägstellung der Körperaxe zur Bewegungsrichtung, während beim »Schnüren« des Wolfes, Schakals und des Fuchses die Körperaxe zur Bewegungsrichtung parallel ist.[4]

Erwähnenswert ist die von Darwin[5] beschriebene ungleichseitige Ausbildung des Schädels beim halbhängeohrigen

---

[1] Von G. A. Guldberg, l. c., Christiania, 1897, S. 24 erwähnt.

[2] Schwarznecker's Pferdezucht, III. Aufl., Berlin, 1894. — K. Heuss, Maß- und Gewichtsbestimmungen über die morphologische Asymmetrie der Extremitätenknochen des Pferdes und anderer Perissodaktylen. Eine osteologische Studie. Dissertationsschrift, Paderborn, 1898, S. 9. In der letzteren Arbeit ist eine Übersicht der wichtigsten einschlägigen Literatur enthalten.

[3] L. Beckmann, Geschichte und Beschreibung der Rassen des Hundes, I. Bd., Braunschweig, 1894, S. 53. Bei der Fortbewegung des Hundes trifft der gehobene Hinterfuß keineswegs in die Fährte des Vorderfußes, sondern ersterer schiebt sich seitwärts an dem zurückbleibenden Vorderfuße vorbei und wird vor oder neben der Fährte desselben niedergesetzt (Fig. 19 und 20). Diese Eigenthümlichkeit ist schwerlich eine Folge der Domestication, da sie sämmtlichen Rassen eigen ist, ebenso der größten Dogge, wie dem kleinsten Seidenpudel. Nach Beckmann schränken auch die größeren Hausthiere und die Hirscharten zeitweilig durch Schrägstellung der Kruppe, namentlich in den ersten Lebensjahren.

[4] Ibid., S. 14.

[5] Ch. Darwin, Das Variieren der Thiere und Pflanzen. Übersetzt von J. V. Carus. I. Bd., 2. Aufl., Stuttgart, 1886, S. 130, Fig. 11.

Kaninchen. Es ist dieser Fall darum von außerordentlichem Interesse, weil er zeigt, dass das aufrechte Tragen oder Hängenlassen des Ohres tiefgreifende Veränderungen des Schädels zur Folge hat. Selbst der Unterkiefer wird davon afficiert und die Jochbogen sind nicht ganz symmetrisch.

Endlich mag noch auf die unsymmetrische Entwickelung des Augensprosses beim Geweihe des Renthieres[1] hingewiesen werden.

Bei keiner anderen Säugethiergruppe aber finden wir eine so regelmäßige und gleichsinnige Asymmetrie des Schädels wie bei den Zahnwalen. Ausschließlich bei diesen sind die Schädelknochen unsymmetrisch, während der Schädel der Bartenwale vollkommen gleichseitig erscheint. Bei der letzteren Gruppe beschränkt sich die Asymmetrie auf verschiedene Hautfärbung der beiden Körperhälften, verschiedene Färbung der Barten und manchmal auch auf die Ungleichseitigkeit der beiden Großhirnhälften (*Megaptera boops*, nach Eschricht[2]).

Balaenoptera physalus[3] ist oben und gewöhnlich auch auf der linken Seite des Unterkiefers hellgraubraun oder sepiabraun gefärbt. Die Barten von *Balaenoptera musculus*[4] sind links alle blaugrau, rechts sind die vordersten rein gelblichweiß (wie bei *Balaenoptera rostrata*), weiter nach hinten hat jede Barte abwechselnd helle und dunkle lineare Längsbänder, und zwar treten dieselben derart auf, dass die vorderen Barten dieses Abschnittes mehr gelb, die hinteren mehr blaugrau gestreift sind; hinter der Mitte des bartentragenden Kiefertheiles nehmen die Barten eine rein blaugraue Farbe an.

---

[1] R. Lydekker, The Deer of all Lands — a history of the family Cervidae living and extinct. London, 1898. — Pl. I. Scandinavian Reindeer. In der Regel ist der rechte Augensprosse kleiner und steht horizontal ab; der linke ist bedeutend größer, schaufelartig verbreitert und vertical gestellt.

[2] D. F. Eschricht, Ni Tavler til Oplysning af Hvaldyrens bygning (Vidensk. Selsk. Skrift. IX, 1, Taf. III, Kopenhagen, 1869).

[3] W. Kükenthal, Die Wale der Arktis, 1900 (Fauna Arctica, S. 193).

[4] G. O. Sars, Christiania's Vidensk. Selskabs Forhandl., 1880, No 12. — Max Weber, Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprunge der Cetaceen. Jena, 1886, S. 181.

Dagegen zeigen nur bei den Zahnwalen der Schädel und die Halswirbel [1] Abweichungen von der Symmetrie. Wenn wir untersuchen, bei welchen Formen die Asymmetrie am stärksten entwickelt ist, so zeigt sich Folgendes.

Der älteste bis jetzt bekannte Vertreter der Zahnwale, *Zeuglodon* (Eocän), lässt keine Spuren einer Abweichung von der bilateralen Symmetrie erkennen. (Fig. 1.) Schwach ausgebildet erscheint die Ungleichseitigkeit des Schädels erst bei *Squalodon* (zuerst im Oligocän). Bei *Phocaena* (Fig. 2) und *Neomeris*, zwei primitiven Formen — wie aus den letzten Resten der Heterodontie, Rudimenten des knöchernen Hautpanzers längs des Rückens oder an den Vorderrändern der Flossen, sowie aus dem Baue der Schädelkapsel hervorgeht [2] — ist der Schädel ebenfalls nur wenig asymmetrisch; doch zeigt sich bereits bei *Phocaena*, *Neomeris* und *Squalodon*, dass die Verschiebung nach der linken Seite gerichtet ist.

Bedeutend stärker finden wir die Schädelasymmetrie bei allen echten Delphiniden entwickelt, wie bei *Delphinus*, *Tursiops*, *Lagenorhynchus*, *Sotalia* u. s. f., und es genügt ein Blick in den Bilderatlas von P. Gervais und van Beneden,[3] um sich von diesen Verhältnissen zu überzeugen. Besonders stark wird die Asymmetrie beim Narwal, bei dem im linken Oberkiefer der männlichen Individuen ein mächtiger Stoßzahn zur Entwickelung gelangt, während der rechte verkümmert.

Noch stärker ist die Asymmetrie beim Gangesdelphin, der *Platanista gangetica*. *Inia* ist weniger asymmetrisch und *Ponto-*

[1] So bei *Monodon monoceros* (Exemplar im königl. Museum in Brüssel). Die Abbildung des außerordentlich stark ungleichseitigen Atlas dieser Art, sowie ähnlich verzerrter Halswirbel einiger *Eurhinodelphis*-Skelette wird in den Mém. du Musée roy. d'hist. nat. de Belgique mitgetheilt werden. Die Asymmetrie bezieht sich auf die großen Gelenkflächen mit den Condylen des Hinterhauptes und ist offenbar von der asymmetrischen Gestalt desselben abhängig. Auch A. Gerstäcker (Das Skelet des Döglings, *Hyperoodon rostratus* Pont., Leipzig, 1887) bespricht Ungleichseitigkeiten der Wirbelsäule.

[2] O. Abel, Les Dauphins longirostres du Boldérien (Miocène supérieur) des environs d'Anvers (Mém. du Musée royal d'Hist. nat. de Belgique, T. I, Bruxelles, 1901, p. 36). Über die Hautbepanzerung fossiler Zahnwale (Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients, XIII, 1901, S. 311).

[3] P. Gervais und P. J. van Beneden, Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris, 1880.

poria zeigt noch weniger Abweichungen von der bilateralen Symmetrie.

Diese drei langschnauzigen Formen weisen eine starke Krümmung der langen Rostren auf, welche bei *Platanista* und *Inia* so weit geht, dass der vordere Theil der Schnauze schraubenförmig nach links gewunden ist, so dass die vordersten Zähne der rechten Schnauzenhälfte höher stehen als die der linken Seite.[1]

Auch bei anderen Zahnwalen mit kürzerer Schnauze kann man dieselbe Erscheinung wie bei den Platanistiden beobachten, wenn sie auch nicht so deutlich ausgesprochen ist. Weitaus am stärksten ist jedoch die Asymmetrie bei den Physeteriden entwickelt.

Schon bei der obermiocänen Gattung *Eurhinodelphis* (Boldérien von Antwerpen), die als der Vorläufer der höher specialisierten Physeteriden anzusehen ist,[2] kann man eine beträchtliche Verzerrung der mittleren oberen Schädelregion nach links beobachten. Dies steigert sich noch bei den Physeterinen und erreicht den höchsten Grad bei den verschiedenen Gattungen der Ziphiinen (z. B. Mesoplodon bidens Sow., Fig. 4).

Wenn wir die Lage der Nasenlöcher und die damit in Zusammenhang stehende Verschiebung der Gesichtsknochen nach oben und hinten bei den einzelnen Formen genauer vergleichen, so ergibt sich die überraschende Thatsache, dass die Schädelasymmetrie bei jenen Formen am stärksten auftritt, bei welchen die Nasenlöcher sehr hoch emporgehoben sind, wie bei *Platanista* und den Ziphiinen, während die Formen mit weiter vorne liegenden vorderen Nasenöffnungen entweder gar keine Abweichung von der bilateralen Symmetrie zeigen, wie *Zeuglodon*, oder nur eine geringe, wie die Formen mit flach gewölbtem Schädeldach, z. B. *Phocaena*, *Neomeris*, *Pontoporia*, *Argyrocetus*[3] (Patagonien, Miocän), *Cyrtodelphis*[4] (Miocän).

---

[1] O. Abel, Mém. du Musée royal d'Hist. nat. Belg., T. I, Pl. I.

[2] Ibid. S. 39.

[3] R. Lydekker (Ann. d. Mus. d. La Plata. Palaeontologia Argentina, II, 1893, Pl. V, Fig. 1).

[4] O. Abel, Untersuchungen über die fossilen Platanistiden des Wiener Beckens (Denkschr. der kaiserl. Akad. der Wiss., LXVIII, 1899, S. 839).

Daraus lässt sich mit Sicherheit der Schluss ziehen, dass die Schädelasymmetrie in unmittelbarem Zusammenhange mit der Verschiebung der Nasenöffnungen nach oben und hinten stehen muss.

In der That sehen wir, dass bei jugendlichen Individuen solcher Formen, die im Alter stark asymmetrisch werden, keine oder nur sehr geringe Schädelasymmetrien auftreten.[1] Im jugendlichen Zustande liegen die vorderen Nasenöffnungen weit vorne am Schädel und rücken erst im Laufe der Entwickelung des Individuums höher empor, auf diese Weise die phylogenetische Entwickelung wiederholend.[2] Mit dieser Verschiebung der Nasenöffnung schreitet auch die Schädelasymmetrie in gleichem Maße vor.

Die Verschiebung der Nasenöffnungen in der Weise, wie wir sie bei den Odontoceten finden, ist eine Anpassung an das Wasserleben. Durch die scheitelwärts gerichtete Verlegung der vorderen Nasenlöcher und die dadurch steiler werdende Richtung der Nasengänge wird ein kürzerer Weg für die zu den Athmungsorganen eindringende Luft geschaffen;[3] außerdem ist es für das Thier von Nutzen, beim Emportauchen nur einen kleinen Theil des Schädels aus dem Wasser emporzuheben, um bei der Nähe von Feinden möglichst unbemerkt bleiben zu können. Darum werden die Nasenlöcher gegen die höchste Stelle des Schädels emporgeschoben.

Bei den Bartenwalen, deren Schädel keine größeren Asymmetrien aufweist, als wir sie bei irgendeinem anderen Säugethierschädel finden, liegen die Nasenöffnungen viel weiter vorne als bei irgendeinem lebenden Zahnwale, und das Schädeldach ist außerordentlich flach. Daraus erklärt sich nunmehr sehr einfach das Fehlen der Asymmetrie bei dieser Gruppe, die einen mit den Zahnwalen durchaus nicht verwandten und nur

---

[1] Alb. Carlsson, Zur Anatomie des *Hyperoodon diodon* (Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. XIII, Afd. 4, No 7, Stockholm, 1888, Taf. I) (vgl. Fig. 3).

[2] W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren (Denkschr. der med.-nat. Ges. zu Jena, 1893, Vol. III, S. 231).

[3] W. Kükenthal, Die Wale der Arktis, 1900, S. 194.

durch Convergenz verbundenen Stamm der Säugethiere darstellt, in ähnlicher Weise, wie dies bei den *Nomarthra* und *Xenarthra* der Fall ist.

Wir haben nunmehr die Frage zu beantworten, warum die Verschiebung der Nasenöffnungen und die damit in engstem Zusammenhange stehende schuppenartige Überschiebung des Frontale, Supramaxillare und Praemaxillare gegen das Supraoccipitale eine Verzerrung des Schädels zur Folge hat.

Bevor wir dies zu beantworten versuchen, ist es nothwendig, auf die sehr beachtenswerte Thatsache hinzuweisen, dass die äußere, in der Haut gelegene Nasenöffnung an der Asymmetrie keinen Antheil nimmt, sondern nach wie vor in der Medianlinie verbleibt. »Der Einfluss der uns unbekannten, Asymmetrie verursachenden Kraft macht sich also nur auf die Schädelknochen geltend, nicht aber auf die äußere Körperoberfläche.«[1]

Daraus geht unzweifelhaft hervor, dass die Ursache der asymmetrischen Verzerrung der Schädelknochen nur in dem gegenseitigen Verhalten der letzteren gesucht werden kann.

Bei dem Emporschieben der Frontalia, Supramaxillaria und Praemaxillaria gegen das Supraoccipitale werden zwei Knochenpaare und ein unpaarer Knochen sozusagen eingeklemmt. Die Parietalia, welche bei den primitiven Typen der Odontoceten noch in der Mittellinie mit dem Interparietale zusammenstoßen, werden durch die Compression der nach hinten drängenden Gesichtsknochen und des nach vorne vorrückenden Supraoccipitale aus dem Zusammenhange gerissen und gegen die Temporalgruben herabgedrängt (Fig. 5 bis 7). Das Interparietale verkümmert und verschmilzt mit dem vorderen, in der Medianlinie spitz zulaufenden Ende des Supraoccipitale oder mit den Frontalia. Die Nasenbeine werden aus dem Schädel förmlich herausgehoben und verkümmern zu kleinen, knötchenförmigen oder bohnenförmigen Gebilden, die in Gruben zwischen den Frontalia, Supramaxillaria und Praemaxillaria eingebettet werden. Ihre Verbindung mit dem Schädel ist in der Regel eine so

[1] W. Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, II. Theil, S. 342.

lockere, dass sie bei vielen lebenden Formen durch die Maceration leicht verloren gehen können; bei vielen fossilen Formen — ich erinnere nur an *Cyrtodelphis* und *Eurhinodelphis* — sind sie bei der Fossilisation verloren gegangen.[1] Das Rudimentärwerden der Nasalia und des Interparietale scheint der Grund der Asymmetrie des Odontocetenschädels zu sein.

Wenn Skeletelemente rudimentär werden, so ist die Erscheinung sehr häufig zu beobachten, dass die Reduction auf den beiden Körperhälften ungleichmäßig erfolgt. Wenn aber, wie hier, die rudimentären Gebilde noch zwischen andere Knochen eingeschoben sind, so muss eine stärkere Compression der Schädelknochen die Symmetrie wesentlich stören, und die Asymmetrie wird sich auch auf die benachbarten Schädeltheile geltend machen.

Das Supraoccipitale setzt den nach hinten andringenden Schädelknochen einen sehr bedeutenden mechanischen Widerstand entgegen. Daher kommt es vor, dass der vordere Rand des Supraoccipitale nach hinten überkippt wird, wie wir dies bei den Eurhinodelphiden und Physeteriden beobachten können.

Die Verschiebung der Nasenöffnungen nach hinten und oben war für die Zahnwale nützlich, und die Asymmetrie des Schädels wirkte auf die Gesammtorganisation anfänglich nicht störend ein. Daher wurden diese Anpassungserscheinungen an das Wasserleben weiter vererbt und weiter entwickelt, und daraus erklärt sich die Regelmäßigkeit der nach links gerichteten Verzerrung des Schädels.

Bei den phylogenetisch höher stehenden Physeteriden wurden aber schließlich durch die zunehmende Asymmetrie wichtigere Organe in Mitleidenschaft gezogen.

In der Einleitung wurde des linken Auges von *Physeter* gedacht. Die Walfischfänger meinen, dass der Pottfisch auf diesem Auge blind sei; vorläufig steht nach einer freundlichen Mittheilung von G. A. Guldberg in Christiania, dem ich dafür zu größtem Danke verpflichtet bin, nur fest, dass das linke

[1] O. Abel, Les Dauphins longirostres du Boldérien d'Anvers. Part I, Pl. V, Fig. 2, p. 54 *(Cyrtodelphis sulcatus)* u. s. f.

Auge von *Physeter macrocephalus* kleiner ist als das rechte; immerhin schon eine recht erhebliche Schädigung infolge der sich ausbreitenden Schädelasymmetrie.

Die Geruchsnerven, welche den erwachsenen Delphiniden fehlen und bei diesen nur in fötalem Zustande erhalten sind, zeigen bei den Eurhinodelphiden und Physeteriden ein asymmetrisches Verhalten.

Bei *Eurhinodelphis cristatus* (Boldérien = Obermiocän von Antwerpen) ist der den vorderen Schädelverschluss bildende Theil des Mesethmoideums von zwei Öffnungen durchbohrt, die als Foramina olfactoria anzusehen sind.[1] Bei gleicher Höhe von 8 *mm* ist die rechte dieser ovalen Öffnungen 5 *mm*, die linke 3 *mm* breit. Ebenso ist beim lebenden Dögling[2] der rechte Nervus olfactorius 1 *mm*, der linke 0·5 *mm* breit.

Hiezu möge bemerkt werden, dass es sich hier um einen typischen Fall von »chevauchement des specialisations«[3] handelt. Die älteren Odontoceten haben, wie *Squalodon* beweist, noch im erwachsenem Zustande Nervi olfactorii besessen,[4] die Delphiniden und Platanistiden haben aber im erwachsenen Zustande diese Nerven vollkommen verloren;[5] bei Delphinidenembryonen ist es gelungen, ihr Vorhandensein nachzuweisen. Bei den Eurhinodelphiden und Physeteriden, welche eine höhere Stufe der Entwickelung einnehmen als die Delphiniden, sind dagegen noch im erwachsenen Zustande die Geruchsnerven, wenn auch bereits in stark reduciertem Zustande, vorhanden.

---

[1] Ibid. Part II, 1902 (Nr. 3244 des Registers).

[2] W. Kükenthal und Th. Ziehen, Über das Centralnervensystem der Cetaceen. Denkschr. der med.-nat. Ges. in Jena, III, 1889 bis 1893, S. 87.

[3] L. Dollo, Sur la Phylogénie des Dipneustes (Bull. Soc. Belge de Géologie, de Paléont. et d'Hydrologie, IX, 1895, Mémoires, p. 88).

[4] Ich konnte dies an dem im königl. bayerischen Staatsmuseum in München befindlichen Originale des *Squalodon Zitteli* Paqu. von Bleichenbach a. d. Rott (Niederbayern) feststellen.

[5] W. Kükenthal, l. c. I, 1889, S. 116; II, 1893, S. 328. Bei den Bartenwalen ist der Nervus olfactorius im erwachsenen Zustande stärker als bei *Hyperoodon* (W. Kükenthal, l. c. S. 134).

Ebenso hat *Hipparion* das Equusstadium betreffs der Bezahnung durchlaufen; *Equus* hat das Hipparionstadium hinsichtlich der Extremitäten überholt.[1]

Betrachten wir die Veränderungen, die der asymmetrische Zahnwalschädel darbietet, so erkennen wir im Wesentlichen Folgendes.

Die Asymmetrie ist am stärksten in der Nasal- und hinteren Frontalregion; die Schnauze ist nach links gebogen, und zwar am stärksten bei *Platanista*, *Inia* und *Pontoporia*; die Supraorbitaltheile werden weniger von der Verzerrung beeinflusst und dasselbe gilt von der Hinterhauptfläche.

Die Schädelbasis zeigt nur selten Abweichungen von der bilateralen Symmetrie; J. F. Meckel[2] beobachtete nur einmal an *Tursiops tursio* eine Asymmetrie der Pterygoidea, welche darin bestand, dass der untere Theil des rechten Flügelfortsatzes kürzer war. Eine stärkere Asymmetrie konnte ich an einem Schädel derselben Art wahrnehmen, der sich im zoologischen Museum der Wiener Universität[3] befindet; hier war die Unterseite schwach nach rechts verzogen.

Die quer über den Schädel verlaufende Leiste ist sehr häufig auf der rechten Seite weiter nach hinten und höher emporgeschoben. Niemals kommt eine gleichartige Verschiebung auf der linken Schädelseite vor.

Damit steht die Verschiebung der beiden Nasenöffnungen auf die linke Schädelseite in Zusammenhang.

Die Nasalia sind fast immer ungleich groß bei stark asymmetrischen, ziemlich gleich groß dagegen bei flach gewölbten und mehr symmetrischen Schädeln. In der Regel ist das rechte größer, und zwar bisweilen doppelt so groß als das linke. Häufig kann man beobachten, dass bei annähernd gleich großen Nasenbeinen das rechte schmäler und länger, das linke dagegen

---

[1] L. Dollo, l. c. S. 88.

[2] J. F. Meckel, System der vergl. Anatomie, II. Th., 2. Abth., Halle, 1825, S. 587 und 588.

[3] Für die gütige Erlaubnis, die reichen Schätze des zoolog. Universitätsinstitutes benützen zu dürfen, spreche ich den Herren Prof. B. Hatschek und C. Grobben meinen wärmsten Dank aus.

breiter und kürzer ist; dies ist z. B. bei allen *Eurhinodelphis*-Schädeln der Fall, die sich im Museum in Brüssel befinden.

Das rechte Nasenloch ist in der Regel kleiner als das linke, liegt aber höher. Das rechte liegt zum größten Theile auf der linken Schädelseite. Das Mesethmoideum wird durch einen medianen Kamm in zwei ungleiche Hälften getheilt, von denen die rechte die größere zu sein pflegt.

Die Kieferknochen variieren in der Supraorbital- und Nasalregion sehr in ihrer Breite, besonders die Zwischenkiefer.

Die Zahl der Zähne ist bei polyodonten Zahnwalen in beiden Kieferhälften selten gleich.

Dass die Ursache, welche die Asymmetrie des Zahnwalschädels bewirkt, nicht mit der ungleichseitigen Färbung der Haut und der Barten bei den Bartenwalen in Zusammenhang gebracht werden kann, ist klar.

Die Locomotion durch die Schwanzflosse[1] kann nicht als die eigentliche Ursache der Asymmetrie angesehen werden, wie Kükenthal vermuthet.[2]

Überhaupt scheinen die Bestrebungen, der Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels auf die Spur zu kommen, bisher daran gescheitert zu sein, dass man die verschiedensten asymmetrischen Bildungen bei Säugethieren in Vergleich zu ziehen trachtete, die offenbar ganz heterogener Natur sind.

Es mag vielleicht befremden, dass ein scheinbar so geringfügiger Anlass wie die Reduction der Nasalia und des Interparietale in Verbindung mit der geschilderten Schädelcompression so bedeutende Asymmetrien wie die der Ziphiinen

---

[1] Über das Schwimmen der Cetaceen vergl. J. Murie (Proceed. Zool. Soc., London, 1865, p. 209 bis 210), ferner J. B. Pettigrew, On the Mechanical Appliances by which Flight is attained in the Animal Kingdom (Transactions Linnean Society, London, XXVI, 1870, p. 197 bis 277, Pl. XII bis XV), p. 207: »In the Whale, Purpoise, Dugong and Manatee the movements are strictly analogous to those of the fish, the only difference being that the tail acts from above downwards, or vertically instead of from side to side to laterally«; vergl. weiters p. 264.

[2] W. Kükenthal, l. c. S. 342.

oder der *Platanista* herbeigeführt haben könnte. Man muss sich jedoch daran erinnern, dass der Nichtgebrauch der Ohrmuskeln auf einer Seite beim halbhängeohrigen Kaninchen genügte, um nicht nur den Schädel, sondern auch den Unterkiefer sehr wesentlich umzugestalten.

Druckfehlerberichtigung.

Die Erklärung der Abkürzung Na auf der beiliegenden Tafel hat, statt Narina, Naris zu lauten.